Spixiana	2	2	153—166	München, 1. Juli 1979	ISSN 0341-8391

Zur Populationsdynamik des Feldmaikäfers (Melolontha melolontha L.) im niederbayerischen Inntal

(Coleoptera, Scarabaeidae)

Von Josef Reichholf

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Population dynamics of the Cockchafer (*Melolontha melolontha* L.) in the Lower Bavarian Valley of the River Inn (Coleoptera, Scarabaeidae)

A developmental cycle of three years was stated for the Cockchafer population of an area of study in the Southeast Bavarian Inn river valley. Since 1969 it was controlled by means of light trap captures. Flight intensity is highest at air temperatures of 11 to 12 centigrades degree and in the first five days of May. Temperature and seasonal effects of the photoperiod are superimposed as releasers of the swarming flight, the intensity of which did not decrease since 1969 in the course of a decade. Sex ratio amounts to 1,64 males per female. The synchronous swarming flight shows an adaptive strategy which gives good timing to the foliage development and reduces both the pressure of enemies and intraspecific competition in the larval stage.

In connection with pecularities of the nutrition of the Cockchafers' larvae the possible damage of the extensive use of agricultural fungicides to the intestinal symbionts is discussed. Otherwise an environmental compatible control scheme might be derived from the possibility of influencing the survival of the symbionts with highly selective and short-living growth inhibitors on a fungicidal basis.

1. Einleitung

Im Verlauf der letzten zwanzig Jahre änderten sich Auftreten und Häufigkeit der Maikäfer in Mitteleuropa außerordentlich stark. In vielen Gebieten, in denen noch zu Beginn der fünfziger Jahre Massenentwicklungen vorkamen, ist der Feldmaikäfer (*Melolontha melolontha* L.) selten geworden oder überhaupt nicht mehr erschienen. Dieses Phänomen kennt man zwar schon aus früheren Jahren (Zweigelt 1918, 1928), aber offenbar nicht im gegenwärtigen Ausmaß (Günther 1977). Ob sich damit eine langfristige Periodik äußert, wie neuerdings vermutet wird (Schütte 1976, nach Günther 1977), ist zwar noch nicht völlig geklärt, doch spricht zweifellos vieles für diese Hypothese. Gegenwärtig wird am „Maikäferproblem" wieder intensiv gearbeitet (Hauss 1975, Hauss & Schütte 1976, 1978 und Schütte 1976).

Für die Beurteilung der Bestandesdynamik bedarf es aber vorrangig quantitativ verläßlicher Erfassungsmethoden, um langfristige Trends von witterungsbedingten, örtlich und zeitlich ungewöhnlich günstigen oder ungünstigen Bedingungen unterscheiden zu können. Die Feststellung des Ausmaßes der Fraßschäden (Schneider 1952) erscheint hierfür nur in erster Näherung verwertbar. Auch subjektive Eindrücke von mehr oder weniger starkem Massenflug können objektive Kriterien nicht hinreichend erfüllen.

Mit diesem Zwischenbericht zu einer quantitativen Erfassung des Imaginalfluges soll daher insbesondere auch die Brauchbarkeit einer beobachtungs-unabhängigen Fangmethode aufgezeigt werden, welche die systematische und langfristig quantitative Ermittlung der Populationsdynamik mit geringem Aufwand ermöglicht. Außerdem sollen die phänologischen Ergebnisse mit den zum Teil mehr als ein halbes Jahrhundert zurückliegenden verglichen werden, um die Frage zu klären, ob sich möglicherweise in diesem Zeitraum Änderungen ergeben haben, die vielleicht den massiven Rückgang der Gradationsstärken auch in anderen Gebieten Süddeutschlands näher beleuchten könnten.

2. Material und Methode

Für die Auswertung standen vier Hauptflugperioden aus einem Zeitraum von 10 Jahren zur Verfügung. Die Untersuchungen erfolgten im niederbayerischen Inntal in den Ortsteilen Egglfing und Aigen der Gemeinde Bad Füssing, Landkreis Passau. Das Inntal liegt hier in 320 bis 330 m NN und weist mit einer Jahresdurchschnittstemperatur von gut 8° C kontinentales Übergangsklima auf. Die geographischen Koordinaten der Fangstelle Aigen/Inn betragen 48.18 N / 13.16 E.

Als Fanggerät diente eine UV-reiche Blaulicht-Neonröhre, wie sie bei Insekten-Lichtfallen Verwendung findet. Die Maikäfer reagieren auf die UV-Strahlung (Schneider 1951). Voraussetzung ist jedoch, daß die Lichtfalle abends rechtzeitig vor Beginn des Schwärmfluges in Betrieb gesetzt wird.

Die beiden einander gleichwertigen Lichtfallen in Aigen und Egglfing wurden seit 1969 (Aigen) bzw. 1973 (Egglfing) von Mitte März an regelmäßig betrieben, sofern die Lufttemperatur eine Stunde vor Einbruch der Dunkelheit wenigstens 7° C aufwies. Diese Temperatur liegt klar unter der Schwelle, bei welcher der Schwärmflug beginnt (3.3.2). Pro Monat erfolgten etwa 6 bis 10 Fänge im April und Mai, aber in den Flugjahren wurde nach Möglichkeit fast täglich gefangen. Für die vier Flugjahre 1969, 1972, 1975 und 1978 liegen innerhalb der gesamten Wertespanne zwischen erstem und letztem gefangenen Käfer 59 Fänge für Aigen bzw. 48 für Egglfing vor.

Das Fanggebiet Aigen liegt am südöstlichen Rand des Dorfes mit Südexposition zum Auwald hin. Die Fanganlage befindet sich so am Haus, daß sich ein Strahlungswinkel von rund 150° ergibt. Die Exposition bedingt, daß die aus dem Garten (ungedüngte Obstwiese) aufsteigenden Maikäfer beim Anflug mit der allgemeinen Richtung auf den hellen Westhimmel hin in den Wirkungsbereich der Lampe gelangen, die eigenen Beobachtungen zufolge eine Flugbahnablenkung bei den Käfern auf eine Entfernung von knapp 10 Meter nach beiden Seiten hin bewirkt.

Das angrenzende Gelände wird landwirtschaftlich intensiv bearbeitet. Es wurde vor rund einem Jahrzehnt von der Wiesennutzung auf Getreide, vornehmlich auf Mais umgestellt. Die Entfernung zum Rand des Auwaldes beträgt rund 600 Meter.

Das Fanggebiet Egglfing befindet sich in der zum Innkraftwerk Egglfing gehörenden Werkssiedlung. Es ist allseitig von Auwald umgeben. Die Lampe ist an der östlichen Seite eines Siedlungshauses installiert. Sie kontrolliert daher ebenfalls potentiell den gegen den

hellen Westhimmel gerichteten Anflug. Beide Lichtfallen werden primär für den Insektennachtfang genutzt und sind sehr ergiebig (REICHHOLF 1974).

Die Fangmethoden blieben für den gesamten Untersuchungszeitraum weitgehend konstant, d. h. es wurden stets die gleichen Lampen in gleichen Positionen verwendet und annähernd gleiche Fangfrequenzen eingehalten, die im wesentlichen nur von der Witterung modifiziert wurden (in stürmischen, zu kalten oder dichten Nebelnächten wurde nicht gefangen). Die Fangergebnisse sind daher von subjektiven Beobachtungen zur Flugintensität unbeeinflußt, die sich insbesondere beim Massenflug, der sich innerhalb von nur 20 bis 30 Minuten abspielt, schwer quantifizieren lassen.

In 27 Fängen wurden auch die Geschlechterverhältnisse ausgezählt. Außerdem wurde die Lufttemperatur in 1,5 m Höhe über dem Boden zu Beginn des Fanges (im allgemeinen kurz vor Flugbeginn!) in Aigen gemessen. Weitere meteorologische Werte, die registriert wurden (Windstärke und Bewölkungsgrad), ließen noch keine Ansätze für eine quantitative Auswertung erkennen. Bei starkem Wind wurde ohnehin nicht gefangen.

Das Untersuchungsgebiet am Unteren Inn liegt zwar lokal innerhalb der als Grenzwert angesehenen Jahresisotherme von 7° C (ZWEIGELT 1918, 1928) — nach MAYER (1964) zählt es zur „Unteren Stufe“ in Oberösterreich mit einer Jahresisotherme von etwas über 8° C — und befindet sich damit im Bereich möglicher Massenvorkommen. Aber ZWEIGELT (o. J.) gibt für den Beginn des Jahrhunderts an, daß „das untere Inntal von Oberösterreich ... heute aber tatsächlich praktisch käferfrei“ sei. Er charakterisiert diese nordalpine Zone daher im Verband mit angrenzenden Regionen gegen 500 m NN und darüber als Regressionszone, da es hier „vor 15 bis 40 Jahren Massenflüge“ gegeben hatte.

Von den klimatischen Bedingungen her kann jedoch kein Zweifel sein, daß das Tal des unteren Inns, das geradezu eine Wärmeinsel ähnlich dem Linzer Becken darstellt, geeignete Voraussetzungen für starke Maikäfervorkommen bietet. Das bestätigen auch die Hinweise von RICHTSFELD (1896) zum Auftreten der Maikäfer in Niederbayern.

3. Phänologie des Maikäferfluges

3.1 Flug- und Zwischenflugjahre

Die in Tabelle 1 zusammengefaßten Fangergebnisse zeigen eine ganz klare und über das untersuchte Jahrzehnt stabile, dreijährige Periodik. Die Flugjahre heben sich deutlich von den Zwischenflugjahren ab. Ein Nachflugjahr deutet sich nur für 1973 an. Die geringen Fangzahlen in Egglfing ermöglichen keine eindeutigen Interpretationen. Sie sind mengenmäßig so viel schwächer ausgebildet als jene von Aigen, daß sie aus den nachfolgenden Auswertungen ausgeklammert werden. Der Auwald ist offenbar durch hochstehende Grundwasserstände zu naß, um den Engerlingen Entwicklungsmöglichkeiten zu bieten, obwohl das Angebot an Laubbäumen hier besonders hoch und der Auwald als Nahrungsquelle für die Käfer daher ausgesprochen attraktiv ist.

Tabelle 1: Jährliche Fangsummen von Feldmaikäfern von 1969 bis 1978 an zwei Lichtfallen im niederbayerischen Inntal. — Total annual catch of *Melolontha melolontha* during the period of 1969 to 1978 at two light traps in the Lower Bavarian valley of the river Inn.

Jahr / Year	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Aigen	428	—	1	975	10	0	452	0	0	443
Egglfing	—	—	—	—	6	0	22	1	0	9

3.2 Fluggebiet

Die beiden Fangstationen in Aigen und Egglfing liegen nur 4 km Luftlinie auseinander. Trotzdem ergab sich ein großer Unterschied. Zwar zeichnet sich in Egglfing die gleiche Entwicklung seit 1973 ab, wenn man die 6 Maikäfer dieses Fangjahres als Nachflug entsprechend den 10 Exemplaren von Aigen interpretiert. Der quantitativ so auffallende Unterschied bleibt jedoch bestehen. Er läßt sich damit erklären, daß der Einzugsbereich der Lichtfalle in Egglfing völlig vom Auwald umschlossen ist, der zwar als Nahrungsquelle für die Käfer sehr wichtig, aber selbst keine Lebensstätte für die Engerlinge ist. Das Grundwasser steht darin viel zu hoch.

Der Einzugsbereich der Lichtfalle in Aigen ließ sich durch Direktbeobachtung auf eine Fläche von etwa $^1/_2$ Hektar eingrenzen. Das entspricht im wesentlichen dem vorgelagerten Gartenbereich. Der Maikäferflug erstreckte sich jedoch mit Sicherheit auch über die angrenzenden Wiesen und Fluren mit insgesamt etwa 2 km^2 Fläche. Eingegrenzt wird dieses Fluggebiet vom Inn im Süden und von hochgewachsenen Fichtenwäldern im Norden. Die 25 km westlich gelegene Ortschaft Kirchdorf am Inn scheint trotz großer Ähnlichkeit des Biotops bereits ein eigenes, isoliertes Fluggebiet darzustellen, denn die Maikäfer folgen dort nach eigenen Beobachtungen einer um ein Jahr verschobenen Rhythmik.

Daraus folgt, daß das Untersuchungsgebiet bei Aigen während des Untersuchungszeitraumes eine abgrenzbare Verbreitungsinsel darstellte, die nicht Bestandteil eines größeren, zusammenhängenden Fluggebietes ist. Die edaphische Situation kann nach Zweigelt (1918) als sehr günstig bezeichnet werden, da lockere, gut drainierte Böden anstehen, die weder zur Vernässung noch zu starkem Austrocknen neigen.

Der Unterschied zwischen Aigen und Egglfing dürfte sich daher allein auf den Grundwasserstand im Auwald beziehen, der auch von Zweigelt (1918, 1928) als limitierender Faktor herausgestellt wurde.

3.3 Verlauf des Fluges

3.3.1 Jahreszeitliche Terminierung

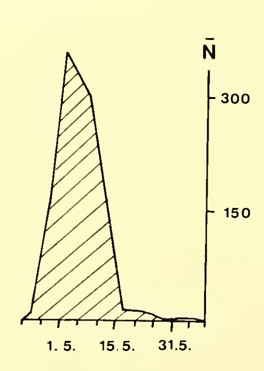


Abb. 1: Pentadendurchschnitt der Fangsummen von Maikäfern *(Melolontha melolontha)* der Lichtfalle in Aigen/Inn. — Five day averages of light trap captures in the village of Aigen/Inn showing the seasonal timing of the flight period of the cockchafer *Melolontha melolontha.*

Im Untersuchungsgebiet setzte der Massenflug fast kalendergenau am ersten Mai ein. Die Abb. 1 zeigt die jahreszeitlich sehr scharfe Einordnung der Flugzeit von der letzten Aprilpentade bis um die Maimitte. 93 % aller Individuen wurden zwischen 30. April und 10. Mai gefangen. Da die Temperaturwerte von Mitte April bis Mitte Mai allein keine so exakte Periodik bedingen können (vgl. 3.3.2) wird daraus eine endogen vorprogrammierte Jahresperiodik abgeleitet.

3.3.2 Temperatur und Jahreszeit als Auslöser

Temperaturen um 10° C werden in der Literatur allgemein als Auslöser für das Einsetzen des Schwärmfluges angegeben. Aus 21 Schwärmflügen (mit mehr als 10 Käfern in der Falle) errechnet sich für das Untersuchungsgebiet die Lufttemperatur zu durchschnittlich 11,4° C. Das Mittel der vier Flugbeginne beträgt genau 11° C (10/10/10/14° C), doch das Überwiegen der 10° C-Serie ist unverkennbar. Für die n = 4 allerersten Flugbeginne ergibt das Mittel ebenfalls 10° C (8—11° C), was fast automatisch daraus folgt, daß Einsetzen des Massenfluges und Flugbeginn zeitlich sehr eng beieinander liegen (Abb. 1).

Diese klare Beziehung zur Temperatur könnte den Einfluß der Jahreszeit verschleiern, wenn man nur den Flugbeginn betrachtet. Da jedoch die Synchronisation nicht 100 %ig ist, lohnt es sich, die jahreszeitliche Verteilung des „Angebotes" günstiger Temperaturwerte während der gesamten Flugphase zu untersuchen. Ein wichtiger Hinweis darauf ergibt sich aus der Feststellung, daß der bereits begonnene Massenflug wieder unterbrochen werden kann, wenn die Auslösetemperatur nicht erreicht wird, z. B. 1978, wo nach dem Massenflug am 1. Mai (12° C) der Flug bis 4. Mai unterbrochen wurde, weil die Temperatur mit 7 bis 8° C klar unter der Schwelle lag. Auch der Maximalwert des Fluges fällt nicht immer exakt mit dem Überschreiten der 10° C-Schwelle zusammen.

Tabelle 2 gibt daher zunächst die Entwicklung der Durchschnittstemperaturen zu Beginn der Dämmerung für die Pentaden von 20. April bis 20. Mai aller Flugjahre wieder.

Tabelle 2: Durchschnittstemperatur der Pentaden zu Beginn der Dämmerung für die Flugjahre. —
Average air temperatures for five day intervals from April 20th to May 20th in the different flight years of the beetles.

Pentade	20.—25. 4.	26.—30. 4.	1.—5. 5.	6.—10. 5.	11.—15. 5.	16.—20. 5.
° C	10,40	10,66	10,38	10,25	9,57	12,88

Aus dieser Tab. 2 ergibt sich die erstaunliche Feststellung, daß in allen Flugjahren übereinstimmend die Durchschnittstemperatur von Ende April bis Mitte Mai sogar leicht rückläufig war, was bei nur vier verschiedenen Jahren durchaus auf Zufall beruhen mag, aber auch eine gewisse Regelmäßigkeit von „Schönwetter" um die Wende vom April zum Mai andeuten könnte.

Für den Maikäferflug wichtig ist jedoch auf jeden Fall die Feststellung, daß es nicht allein der kontinuierliche Anstieg der Mitteltemperaturen sein kann, der den Massenflug auslöst, sondern daß andere Steuerfaktoren damit kombiniert wirksam sein müssen (vgl. dazu auch die Versuche von Zweigelt [1928], eine Kombination von Witterungsfaktoren herauszuarbeiten).

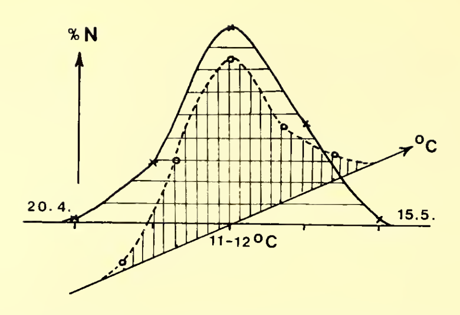


Abb. 2: Prozentuale Verteilung der Häufigkeit in Abhängigkeit von Temperatur (° C) und Jahreszeit. — Dependence of temperature and season of the cockchafer's abundance (in per cent) according to the light trap captures.

Es wurde daher die Abhängigkeit der Flugintensität von der Temperatur und von der Jahreszeit geprüft. Die Werte sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Abb. 2 zeigt, daß sich bei Normierung auf Prozent für beide Einflußgrößen Normalverteilungen abzeichnen, deren sich überkreuzende Maxima in der ersten Maipentade bei 11 bis 12° C Lufttemperatur (was ziemlich genau 10° C Bodenoberflächentemperatur entspricht!) den Hauptfluggipfel erzeugen. Damit erweist sich der Flug mit großer Wahrscheinlichkeit sowohl von der Lufttemperatur als auch von der Photoperiode witterungsunabhängig gesteuert. Die Funktion dieser zeitlichen Einordnung wird in der Diskussion erörtert.

Tabelle 3: Einfluß von Temperatur und Jahreszeit auf die Flugintensität des Feldmaikäfers. Influences of temperature and season on the flight intensity of the cockchafer.

Pentade ° C	20.—25. 4.	26.—30. 4.	1.—5. 5.	6.—10. 5.	11.—15. 5.	Summe
7— 8	—	1	30	11	8	50
9—10	6	14	482	46	—	548
11—12	—	282	609	120	2	1 013
13—14	—	55	79	320	9	463
15—16	—	—	—	151	5	156
Summe	6	352	1 200	648	24	2 330

Für die Prognose des wahrscheinlichen Flugbeginns in einem bestimmten Gebiet wurden von Decoppet (1920) und Horber (1955) Regeln erarbeitet. Sie summieren die Tagesmitteltemperaturen ab einem bestimmten Zeitpunkt (1. März), und wenn diese „Temperatursummen" gewisse Grenzwerte überschreiten, ist mit dem Flug zu rechnen. Diese Regeln ermöglichen in der Tat brauchbare Prognosen (Lüders 1962). Doch nach den Befunden vom niederbayerischen Inntal dürfte die Temperatur alleine eben nicht ausreichen, um die außerordentlich präzise Synchronisation des Massenfluges zu erklären. Ein Zweifaktoren-System aus Temperatur und Photoperiode erscheint geeigneter und setzt auch nicht voraus, daß die Käfer ab irgendwelchen (vom Beobachter reichlich willkürlich gewählten) Zeitpunkten Temperatursummen

physiologisch „addieren“, um dadurch den richtigen Schlüpftermin aus dem Boden zu „erfahren“.

Dagegen könnten die Käfer z. B. über die photoperiodisch induzierte, gesteigerte Aktivität der Wurzeln direkt den ungefähren Zeitraum feststellen, der für das Schlüpfen in Frage kommt, um bei der passenden Auslösetemperatur dann tatsächlich — und hochgradig synchron — den Flug zu beginnen.

3.3.3 Struktur des Hauptfluges

Für die gesamte Flugzeit reichen die Randdaten vom 20. 4. (1972) bis zum 7. 6. (1972). Die Einzelmaxima betrugen (Tab. 4) zwischen 33 und 64 % an der Gesamtsumme. Sie trafen dreimal in die erste und einmal in die zweite Maipentade.

Tabelle 4: Maxima der Schwärmflüge im Untersuchungszeitraum. — Maximal values of the swarming flights during the study period.

1969 — 05 — 02	= 266 Ex.	= 62 %	von insgesamt 428 Ex.
1972 — 05 — 02	= 318 Ex.	= 33 %	von insgesamt 975 Ex.
1975 — 05 — 07	= 288 Ex.	= 64 %	von insgesamt 452 Ex.
1978 — 05 — 01	= 173 Ex.	= 39 %	von insgesamt 443 Ex.

Die Gesamtdauer der Flugphase betrug 1969 15 Tage (1. bis 15. Mai), 1972 48 Tage (20. April bis 7. Juni), 1975 wieder nur 15 Tage (3. bis 17. Mai) und 1978 37 Tage (27. April bis 2. Juni). Die vor allem gegen Ende der Flugzeit hin stark streuenden Randdaten täuschen eine viel zu lange Flugzeit vor. Tatsächlich nahm die Hauptflugphase mit mehr als 10 Käfern/Nacht nur 8, 8, 9 und 23 Tage in Anspruch. Diese Zeit verkürzt sich für den Massenflug mit mehr als 100 Käfern pro Nacht auf durchschnittlich nur noch drei Nächte, wobei 1969 und 1978 der Massenflug in einer einzigen Nacht vonstatten ging!

4. Geschlechterverhältnis

Bei 1221 Exemplaren wurde die Geschlechtsbestimmung vorgenommen. Es ergaben sich 760 ♂ und 461 ♀, also ein Verhältnis von 1,64 ♂ : 1 ♀. Dieser Männchenüberschuß wurde auch anderswo, z. B. in der Schweiz (Schneider 1952) festgestellt. Er ist nicht konstant über die gesamte Flugzeit (Zweigelt 1928). Die letzten Exemplare und vielfach auch die ersten im Jahr sind Männchen. Stärkere Unterschiede zeigen sich insbesondere während der Hauptflugzeit, wo dem Geschlechterverhältnis auch entscheidende biologische Bedeutung zukommt. Tab. 5 schlüsselt dies für vier Zeitabschnitte vergleichend auf.

Tabelle 5: Geschlechterverhältnis beim Feldmaikäfer. — Sex ratios in different times of season in the cockchafer.

Zeitabschnitt Time of season	vor before 1. 5.	1.—5. 5.	6.—10. 5.	nach after 10. 5.	Σ
♂	198	401	117	44	760
♀	91	292	51	27	461
♂/♀	2,17	1,37	2,29	1,63	1,64

Das Geschlechterverhältnis der schlüpfbereiten Käfer ist dagegen nach HORBER (1955) recht ausgeglichen, so daß die beim Flug registrierten Verschiebungen sekundärer Natur sein müssen.

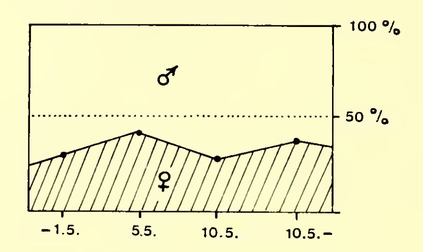


Abb. 3: Geschlechterverhältnis während der Hauptflugzeit. — Sex ratio development in the course of the flight period of the cockchafer (five day averages).

Der Weibchenanteil fluktuiert also in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Der hohe Anteil während der Hauptflugzeit weist auf ein insgesamt doch ziemlich ausgeglichenes Geschlechterverhältnis hin (ZWEIGELT 1928). Der Weibchenflug nimmt an relativer Stärke rascher ab als jener der Männchen. Das dürfte eng mit der Eiablage verknüpft sein, die gleich nach der Kopula und nach erfolgter Nahrungsaufnahme durchgeführt wird. Der erneute Anstieg gegen Ende der Hauptflugzeit könnte einen zweiten Futterflug der Weibchen bedeuten. Das Mitteln über Pentadenwerte verschleiert einzelne Fangnächte mit Weibchenanteil bis zu 62 % (z. B. am 5. Mai 1978). Abb. 3 stellt graphisch die Veränderungen im Weibchenanteil dar. Weitere Untersuchungen müssen klären, ob hier tatsächlich eine gewisse Periodik vorliegt. Auf jeden Fall fliegen die ♀ zeitlich erheblich „konzentrierter" als die Männchen. Die erste Maipentade mit dem Flugmaximum beinhaltet 63 % aller ♀.

5. Trendanalyse

Der vielfach beklagte Rückgang der Maikäfer (z. B. GÜNTHER 1977) wirft natürlich für die hier vorgelegten Befunde die Frage auf, ob sich auch in der Lokalpopulation um Aigen/Inn rückläufige Tendenzen zeigen. Ein Jahrzehnt mit vier Flugperioden reicht zur Beantwortung dieser Frage allerdings kaum aus. Dennoch lohnt sich die Prüfung der Ergebnisse auf Trends.

Die jährlichen Fangsummen für die Flugjahre 1969, 1975 und 1978 fallen trotz deutlicher Unterschiede in der Fangfrequenz außerordentlich einheitlich aus. Acht Maikäfer-positiven Fängen 1969 entsprechen nur vier 1975 und 14 im Jahre 1978. Aber übereinstimmend ergaben sich Summen von 428 bis 452 Individuen. Mit 975 Stück fällt die Flugzeit 1972 aus dem Rahmen, obwohl sich dieser Wert bei der zur Darstellung der Populationsdynamik von Insekten üblichen Wahl von Logarithmen (zur Basis 10) noch nicht stark genug unterscheidet, um eine wirkliche Abweichung vom „langjährigen" Mittel zu rechtfertigen.

Tabelle 6: Maikäfer-Fangsummen der vier Flugjahre. — Cockchafer totals of the four flight periods.

Jahr Year	Maximum	Summe der drei Höchstwerte Sum of the three highest values	Log_{10}
1969	266	369	2,56
1972	318	712	2,85
1975	288	447	2,65
1978	173	307	2,48

Da das starke Flugjahr 1972 mit 16 erfolgreichen Fangnächten repräsentiert ist, läßt sich aus dieser Werteverteilung zumindest keine direkte Abhängigkeit der Quersumme von der Zahl der Fangnächte ablesen. Wichtiger erscheint es — vgl. auch Abb. 1 — wie gut die maximale Flugintensität getroffen werden konnte.

Andererseits läßt sich das Ergebnis von 1972 nach den Befunden von ZWEIGELT (1918, 1928) auch dahingehend interpretieren, daß das außergewöhnlich „schöne" Jahr 1971 mit überdurchschnittlich warmem Sommer und mäßiger bis geringer Winterkälte im Gegensatz zu den anderen Vorflugjahren den Engerlingen ausnehmend gute Überlebenschancen geboten hatte. Die Jahre 1974 und 1977 waren demgegenüber klar zu kühl und zu naß! Eine einmalige Verdopplung der Flugstärke sagt daher zweifellos noch nicht viel aus; das Maximum (Tab. 6) unterscheidet sich ohnehin nur schwach vom Höchstwert 1969 und 1975!

Vergleicht man die Flugstärken der einzelnen Jahre mit den durchschnittlichen Temperaturen zur Flugzeit (25. April bis 15. Mai), so fällt 1972 eher zu kühl aus, was den Befunden vom Temperaturoptimum zwischen 11 und 12° C (3.3.2) nicht unbedingt entsprechen würde. Tabelle 7 stellt dies zusammen.

Tabelle 7: Durchschnittstemperaturen in der Flugzeit (25. 4. bis 15. 5.). — Average temperatures during the flight period (April 25th to May 15th).

Jahr Year	Zahl der Fänge Number of catches	Durchschnittstemperatur ° C Average temperature ° C
1969	9	11,2
1972	9	9,9
1975	5	13,4
1978	10	10,9

Diese schwache Abhängigkeit verbessert sich auch nicht, wenn man nur die Temperaturen über der 10° C-Schwelle berücksichtigt. 1972 dürfte sich als Ausnahme daher wohl besser durch die günstigen Bedingungen des Jahres 1971 erklären lassen, als durch die unmittelbar zur Flugzeit herrschenden Verhältnisse. Diese Annahme wird auch gestützt von der Tatsache des „Nachflugjahres" 1973, das offensichtlich ein Ausklingen des starken Fluges von 1972 darstellte.

Innerhalb der zehnjährigen Untersuchungsspanne ist daher ein Trend nicht nachweisbar. Bei der Isoliertheit und der Randlage der Innpopulation sagt dies zwar

nicht viel zur Situation in den früheren Gradationsgebieten, aber immerhin lassen sich allgemein klimatische Verschiebungen als unwahrscheinlich ausschließen, weil sie auch diese Population hätten erfassen müssen.

Wenn aber ZWEIGELT (1918) konkret für das Tal der Rott und das Tal des unteren Inns für das Jahr 1907 ein „starkes Flugjahr" angibt, so bedeutet dies einerseits, daß das Gebiet zu jenen zu rechnen ist, die potentiell zu Massenvermehrungen geeignet sind, andererseits, daß sich eine Phasenverschiebung von einem Jahr seither ereignet hat. Solche Verschiebungen gab es auch schon um die Jahrhundertwende, denn RICHTSFELD (1896) nennt bei 3jährigem Zyklus die Jahre 1886, 1889, 1892 und 1895 als Flugjahre, was im Vergleich zu ZWEIGELT (1928) ebenfalls eine Verlagerung um + 1 Jahr bedeutet. Die Ursachen hierfür sind bisher nicht hinreichend geklärt. Die massiven Vernichtungsmaßnahmen in der Nachkriegszeit, als auch für die Umgebung von Aigen Massenvermehrungen mit Kahlfraß des Auwaldes (Erlen) bekannt wurden, mögen diese Phasenverschiebung bewirkt haben. Doch es ist zweifellos verfrüht, hierüber Spekulationen anzustellen.

6. Diskussion

6.1 Die Überlebensstrategie des Maikäfers

Die Biologie des Feldmaikäfers ist ziemlich umfassend bekannt (ZWEIGELT 1928 u. a., vgl. auch JACOBS & RENNER 1974). Entscheidende Punkte seiner Überlebensstrategie sind die mit der Dauer des Larvenstadiums ursächlich verknüpften, davon aber nicht erklärten, drei- bis vierjährigen (bis fünfjährigen) Zyklen mit synchronem Massenflug. Dieser Flug läßt sich als Anpassung an den Feinddruck interpretieren, denn Maikäfer-Imagines verfügen offenbar über keine wirkungsvollen Abwehrstoffe und werden daher von vielen Tieren gerne verspeist. Das ist einerseits die Folge der Ernährung der Engerlinge, die abwehrstoffarme bzw. -freie Wurzelnahrung zu sich nehmen, aber andererseits auch davon bedingt, daß die Käfer an jungem Laub fressen, das noch wenig Abwehrstoffe ausgebildet hat. Das jahreszeitliche Timing des Schwärmfluges richtet sich genau nach dem Laubausbruch, der ebenfalls nicht allein temperaturgesteuert, sondern mindestens ebenso stark vom Jahresgang der Photoperiode beeinflußt ist.

Für den Maikäfer ergibt sich insbesondere im wechselhaften Frühlingswetter atlantisch beeinflußter Gegenden die Notwendigkeit, stark auf die Photoperiode zu reagieren und mit Hilfe der Auslösetemperaturen, die mitunter schon im März stimmen könnten, wenn die Bäume noch völlig kahl sind, nur die „Feineinstellung" vorzunehmen.

Abwehrstoffarme Nahrung prädestiniert einen Käfer mit fast 1 Gramm Lebendgewicht (für 318 Exemplare wurde ein Durchschnittsgewicht von 0,9 g ermittelt; ein Wert der mit den Angaben von TIPPMANN 1964 sehr gut übereinstimmt! TIPPMANN l. c. hatte für ♂ durchschnittlich 0,85 g und für ♀ 1,17 g in Ostösterreich ermittelt) geradezu als Idealnahrung für Insektenfresser. Maikäfer werden auch von Rotfußfalken *(Falco vespertinus)*, Baumfalken *(Falco subbuteo)* und Lachmöwen *(Larus ridibundus)* nach eigenen Beobachtungen im Inntal in großen Mengen verzehrt. Hühner, Spitzmäuse und alle möglichen anderen Tiere schätzen diese Nahrungsquelle ebenfalls.

Das synchrone Massenvorkommen alle drei bis vier Jahre garantiert nun einer-

seits, daß sich keiner der Feinde auf den Maikäfer spezialisieren kann. Denn in der Zwischenzeit bedarf es anderer Nahrung zur Überbrückung, was die Ausbildung hochgradigen Spezialistentums verbietet. Andererseits wird trotz starker Verluste durch die Vielzahl opportunistisch reagierender Freßfeinde die Überlebenswahrscheinlichkeit für den einzelnen Käfer um so größer, je mehr sich seine Aktivität im Maximum der Flugperiode bewegt, weil es dann um so schwieriger für die Feinde wird, innerhalb von 20 bis 30 Minuten an einem einzigen Abend oder innerhalb der kurzen Spanne einer Pentade nennenswerte Anteile von den Tausenden, ja Hunderttausenden der schwärmenden Käfer zu vernichten. Das „garantierte" dem Maikäfer ja auch seine Schadwirkung und die massive Gegenreaktion seitens des Menschen.

Schließlich dürfte die Konkurrenz der Engerlinge im Wurzelbereich eine nicht zu übersehende Rolle spielen. Zweigelt (1918) glaubt sie zwar für die Ausbildung der Vor- und Nachflugjahre als wenig bedeutsam einstufen zu können — für die Vorflugjahre will er sie ganz ausschließen — und spricht den Verzögerungen durch die Witterung das größere, ja das überwiegende Gewicht zu. Aber da er nur die unmittelbare, gegenseitige Vernichtung damit meinte, ist aus dem Gesamtfeld der Konkurrenz nur die Interferenz ausgeschaltet, nicht aber die Exploitation (Miller 1967). Es wäre demgegenüber leicht denkbar, daß die Überlebenschancen der Engerlinge um so größer würden, je gleichaltriger ihr Bestand ausfällt. Auch dies würde eine Selektion zugunsten gleichzeitiger Eiablage bewirken. Die Befunde von Schütte & Hauss (Günther 1977) deuten ebenfalls in diese Richtung.

Konkurrenzverminderung und Feinddruckvermeidung fallen also automatisch zusammen, wenn Synchronisation erzielt werden kann. Sie stellen Optimierungsprozesse in der Evolution dar, deren Effektivität durch die vom Menschen verursachte, enorme Verbesserung und Vergrößerung des Nahrungsangebotes (zumindest bei Feldmaikäfer durch die Schaffung von Wiesen und durch Lockerungs- und Drainierungsmaßnahmen) noch erheblich gesteigert wurde. Warum wurde dieser Prozeß aber in vielen ehemaligen Schadensgebieten rückläufig?

6.2 Beeinflussung der Überlebensstrategie

Die Befunde von den Lichtfallenfängen im niederbayerischen Inntal zeigten zunächst die präzise zeitliche Einordnung der Schwärmzeiten, ihre photoperiodische Allgemeinsteuerung und ihre temperaturbedingte Auslösung innerhalb der von der Photoperiode zulässigen Zeitspanne. Sie sind als Anpassungsmechanismen an die Nahrungsbeschaffung für die Imagines und feind- bzw. konkurrenzdruckmindernd interpretiert worden.

Warum benötigen die Käfer aber im Gegensatz zu so vielen anderen Insekten mit langen Larvalentwicklungszeiten überhaupt noch Nahrung? Und das in solchen Mengen, daß sie Fraßschädlinge ersten Ranges werden können?

Eine Antwort auf diese Problematik vermitteln die Untersuchungen von Tippmann (1964). Als Mitglieder der Familie der Scarabaeidae benötigen die Maikäfer die Übertragung von Symbionten zur Aufschließung ihrer zellulosereichen Nahrung von den Imagines zu den frisch geschlüpften Engerlingen. Nach Tippmann (l. c.) geschieht dies durch das Absetzen von Kotmassen bei den Eiern, die den frisch geschlüpften Engerlingen als Erstlingsnahrung dienen und sie mit ihren Symbionten infizieren. Der Fraß der Maikäferweibchen dient daher nicht in erster Linie der

eigenen Ernährung, sondern der Erzeugung von Kotmassen zur Übertragung der Symbionten — ein System, das große Ähnlichkeiten mit der Coecotrophie bei Säugetieren (z. B. Kaninchen — *Oryctolagus cuniculus)* aufweist.

Die geringen Veränderungen in der Flugstärke während des zehnjährigen Untersuchungsintervalls legten andererseits nahe, klimatische Veränderungen als Ursache für die Abnahme auszuschließen, weil sie in diesem eher als Grenzareal einzustufenden Gebiet am Unteren Inn stärker hätten spürbar sein müssen, als beispielsweise im generell günstigeren Oberrhein- oder Neckarraum.

Die hohe Bedeutung der Qualität der Nahrung für die einjährigen und zweijährigen Engerlinge, wie sie aus den Befunden von Schütte & Hauss (Günther 1977) hervorgeht, verbindet sich nun eng mit dem Symbiontenproblem.

Die bisherigen Ergebnisse der Laborzuchten zeigten allerdings noch keinen Unterschied für Engerlinge, die aus steril gehaltenen Eiern gezogen wurden (Hauss in litt.). Die von Tippmann (l. c.) angeschnittene Problematik muß daher noch detaillierter verfolgt werden.

Hier müßte die weitere Kausalforschung ansetzen, da als Arbeitshypothese denkbar wäre, daß die seit dem Zweiten Weltkrieg enorm gesteigerte Anwendung von Fungiziden und von Wurzelschutzchemikalien die Symbionten der Maikäfer schädigt und auf diesem Weg indirekt die Bestandsentwicklung entscheidend bremsen kann. Sollte dies tatsächlich der Fall sein — und die unveränderte Bestandssituation im fungizidfreien Einzugsbereich der Fanganlage von Aigen läßt sich zumindest als Indiz in diese Richtung verwerten — dann ließe sich daraus auch eine umweltschonendere Bekämpfungsstrategie wirklicher Kalamitäten von Maikäfern entwickeln. Denn man müßte mit Hilfe kurzlebiger, rasch abbaubarer Fungizide die zu schonenden Baumbestände unmittelbar vor dem voraussagbaren Flugbeginn besprühen, was zwar im ersten Jahr des Eingriffs den Fraßschaden kaum reduzieren würde, aber dafür die nächsten Gradationen unterbinden könnte, die ja vom erfolgreichen Überleben der jungen Engerlinge abhängig sind. Wenn diese aber keine Symbionten mehr bekommen, verlieren sie einen entscheidenden Anpassungsmechanismus unter größtmöglicher Schonung der übrigen Glieder der Ökosysteme.

Langfristige Schwankungen, welche die drei- bis vierjährigen Zyklen überlagern, ermöglichen vielleicht bei genügend langen Untersuchungsperioden einigermaßen verläßliche Prognosen für Großräume; sie sagen jedoch nichts über die Ursachen der Massenvermehrungen oder ihr Fehlen aus.

Systematisch durchgeführte, quantitative Lichtfallenfänge können dagegen langfristig und mit geringem Aufwand zur Kontrolle der Bestandsentwicklung eingesetzt werden. Sie sind hierzu gut geeignet und sie können bei entsprechender Normierung verläßliche und übertragbare Ergebnisse liefern. Daß sie nicht absolut zuverlässig sein können oder in wichtigen Gradationsgebieten die Erfassung der Engerlingspopulation ersetzen würden, versteht sich bei der allgemein bekannten Problematik von Lichtfallenfängen ganz von selbst. Von allen Methoden zur quantitativen Erfassung der Imaginalpopulation dürfte sie aber mit weitem Abstand die zuverlässigste sein. Daran ändern auch die unter bestimmten Windverhältnissen gelegentlich auftretenden Verfrachtungen der Schwärme im Prinzip nichts. Schließlich erlauben sie auch einen hohen Grad an automatischer Registrierung und erbringen fast beliebig große Mengen an Untersuchungsmaterial über Geschlechterverhältnis, Ernährungszustand der Weibchen, ihr Fortpflanzungspotential und andere biologische Parameter mehr.

Danksagung

Für zahlreiche Hinweise, Literaturbeschaffung und Beratung ist Herrn Dr. Reinhard HAUSS von der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Institut für Pflanzenschutz in Ackerbau und Grünland, Außenstelle Kitzeberg, verbindlichst zu danken.

Zusammenfassung

In einem Untersuchungsgebiet im südostbayerischen Inntal läuft ein dreijähriger Entwicklungszyklus des Feldmaikäfers ab. Er wird seit 1969 mit Hilfe von Lichtfallenfängen quantitativ kontrolliert. Die maximale Flugintensität erfolgt bei Temperaturen zwischen 11 und 12° C (Lufttemperatur) in der ersten Maipentade. Temperatur und Photoperiode überlagern sich bei der Auslösung des Schwärmfluges, dessen Stärke seit 1969 nicht nachweislich zurückgegangen ist. Im Geschlechterverhältnis dominieren Männchen mit 1,64 : 1. Der synchrone Schwärmflug wird als Anpassungsstrategie an (1) den Laubausbruch, (2) die Verminderung des Feinddruckes und (3) die Reduktion der Konkurrenz der Engerlinge interpretiert. Im Zusammenhang mit den Besonderheiten der Ernährung des Maikäfers wird die Möglichkeit der Symbiontenschädigung durch die heute weit verbreiteten Fungizide diskutiert und daraus eine umweltschonende Bekämpfungsstrategie abgeleitet.

Literatur

GÜNTHER, I. 1977: Die Maikäfer kommen wieder. — Bild der Wissenschaft **14** (5): 54—64.

HAUSS, R. 1975: Methoden und erste Ergebnisse zur Bestimmung der Wirtspflanzen des Maikäferengerlings *(Melolontha melolontha* L.). — Mitt. Biol. Bundesanstalt Land-Forstwirtsch. **163**: 72—77

— — & F. SCHÜTTE, 1976: Zur Polyphagie der Engerlinge von *Melolontha melolontha* L. an Pflanzen aus Wiese und Ödland. — Anz. Schädlingskde., Pflanzenschutz, Umweltschutz **49**: 129—132

— — — — 1978: Über die Eiablage des Maikäfers (*Melolontha melolontha* L.) in Abhängigkeit von der Wirtspflanze des Engerlings. — Z. angew. Ent. **86**: 167—174

HORBER, E. 1955: Ökologische und statistische Untersuchungen an Populationen des Feldmaikäfers (*Melolontha vulgaris* F.). — Landw. Jb. Schweiz 69 NF **4**: 1—14

JACOBS, W. & M. RENNER 1974: Taschenlexikon zur Biologie der Insekten. — G. Fischer, Stuttgart

LÜDERS, W. 1962: Beobachtungen über den Beginn von Maikäferflügen. — Gesunde Pflanzen **14**: 21—25

MAYER, G. 1964: Verbreitungstypen von Vögeln in Oberösterreich. — Naturkdl. Jb. Stadt Linz **1964**: 305—336

MILLER, R. S. 1967: Pattern and Process in Competition. — Adv. Ecol. Res. **4**: 1—74

REICHHOLF, J. 1974: Phänologie, Häufigkeit und Populationsdynamik von *Spilosoma menthastri* Esp. und *Spilarctia lubricipeda* L. in einem südostbayerischen Fanggebiet. — Nachr.-Bl. Bayer. Entomologen **23**: 58—64

RICHTSFELD 1896: Lebensverhältnisse von *Melolontha vulgaris* und *Melolontha hippocastani* in Niederbayern. — Ill. Wochenschr. Entom. **1**: 244

SCHNEIDER, F. 1951: Untersuchungen über die optische Orientierung des Maikäfers *(Melolontha vulgaris* F.) sowie die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen. Intern. Maikäfersymp. Zürich

— — 1952: Auftreten und Ovarialentwicklung der Maikäfer *Melolontha vulgaris* F., *M. hippocastani* F. und *M. hippocastani v. nigripes* Com. an der alpinen Verbreitungsgrenze im Hinterrheintal. — Mitt. schweiz. Ent. Ges. **25**: 111—130

Schütte, F. 1976: Begründung von Untersuchungen zur Populationsdynamik der Maikäfer *(Melolontha melolontha* L. und *M. hippocastani* F.) — Z. Pflanzenkrankheiten Pflanzenschutz **83:** 146—158

Tippmann, F. F. 1964: Biologische Beobachtungen an Lamellicorniern. — Entomol. Blätter 60 (1): 47—67

Zweigelt, F. (o. J.): Der Maikäfer in Österreich. Verh. dt. Ges. Angew. Entomol. Wien (Sonderdruck) 162—166

— — 1918: Der gegenwärtige Stand der Maikäferforschung. — Z. angew. Entomol. **5:** 5—40

— — 1928: Der Maikäfer, Studien zur Biologie und zum Vorkommen im südlichen Mitteleuropa. Beih. Z. angew. Entomol. **13:** 1—453

Anschrift des Verfassers:

Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Straße 1 b, D-8000 München 19

Angenommen am 7. 12. 1978